中華農業研究 (Jour. Agric. Res. China) 46(3)：262～277 (1997)

水芋葉面積指數動態的季節性變異[1]

陳烈夫[2] 呂椿棠[3] 呂秀英[3]

摘要：本研究利用從水芋移植後起所累計的每日大於0°C之平均氣溫總和作爲溫度時間，以解析本省水芋於不同種植期下葉面積指數（LAI）在整個生長期的動態變化及季節變異性，發現 LAI 爲溫度總和的二次指數函數，藉此關係式可預估出所有種植期下水芋 LAI 達到最大值所需的溫度時間均至少在4000°C以上。不同種植期之 LAI 增加速率及最大值會因氣候差異影響而表現不一，其中以氣溫爲最主要影響因子，其次是日射量。雖然本省水芋可全年種植，但以1月種植期的 LAI 增加速率最快且在年度間變異最小，倘提前於11月或延後至3—5月種植有可能分別因爲低溫、梅雨或颱風等異常氣候而減緩葉片生長。若於7—9月之夏季秋初時種植因整個生長期處於氣溫及日射量均較低的秋冬季，故最不利於水芋葉片生長。最大 LAI 值（LAI_x）及溫度總和達4000°C時之累積 LAI（$CLAI_{4000}$）對收穫球莖乾物重(CDW_{HV})之影響均呈極顯著的直線關係，表示 LAI 增加速率及最大值愈大，球莖產量則愈高；當 LAI_x 提高1單位時，CDW_{HV} 可增加約68公克；當 $CLAI_{4000}$ 提高1單位時，CDW_{HV} 可增加約24公克。

關鍵詞：芋、葉面積指數、動態、溫度時間、溫度總和、球莖產量。

前　言

在本省芋之改良研究方面，對於與芋之質、量改良有密切關係的生理、生態、遺傳及育種等基礎研究工作，顯然較其他根莖類作物爲少，目前亦少有詳盡的資料可供參考。爲提高本省芋作物之改良及生產工作的效率，有必要進行相關生理等方面的基礎研究。光合作用是決定作物產量之主要因素之一，葉片爲光合作用的主要器官，因而葉面積被認爲是量度光合作用最好的單位[(2)]。葉面積爲作物植冠在生理上一個很重要的描述計量，葉面積的變化及大小對作物能量移轉與乾物質累積過程均有密切的關係。因此單位面積土地上所有葉面積之總和，即葉面積指數（leaf area index, LAI），可以量度作物群落之光合作用大小。LAI 最常用來作爲植物生長之指標，及植物生理研究上評估同化及蒸散速率，該介量並最適合用來進行乾物質生產之研究。

陳等[(4)]指出提高 LAI 的增加速度及最大值，爲生理上影響本省水田栽培檳榔心芋乾物質生產增加之重要原因，此結果與 Satou *et al.*[(41,42)] 所發現者相符，即維持最適的 LAI爲提高芋生產力的有效途徑之一。呂等[(1)]並以 Richards 函數進行秋作水芋生長分析，顯示出同一期作不同年度之水芋的葉面積生長曲線受氣候影響甚大，此將影響球莖產量之生產。本省氣候環境於任何時期種植芋作物，只要氣溫、日光及水源充足，均有相當的收量，可行週年栽培，但因爲配合本省稻作耕作制度，農民

1. 臺灣省農業試驗所　研究報告第 1910 號。
2. 本所農場管理室助理。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。
3. 本所農藝系助理與副研究員。臺灣省　臺中縣　霧峰鄉。

多在秋作或春作種植。由於本省水芋可全年種植，不同栽培季節下水芋 LAI 隨時間生長的動態變化如何，仍然有待瞭解，不同季節生育期間氣象因素對水芋葉片生長之影響，本省相關研究至今仍然闕如，故有必要作深入之研究與探明，此將有利於本省芋作物之生長發育與產量關係之研究，對水芋經濟產量的提高及農業投資的效益，均很有幫助。

作物之生長與發育是一種連續不斷的動態過程，並受到氣象因子的影響。在這些氣象變數中以氣溫對作物整個生育期的影響最大，而氣溫也是最容易取得與估算的氣象變數[10,11,28]。當氣溫及其他生長因素固定時，作物生長爲時間的函數；氣溫變化會改變作物的生長效率，因此可以利用氣溫的變化來簡單地估算作物的生長動態[38]。作物對溫度的反應可視爲一種單位累積的效應[29]，因此溫度時間（thermal time）有時又稱爲積溫（accumulated temperature）或熱單位（heat units）。熱單位理論最初由 Réaumur 在1730年所提出，許多年來一直被廣泛應用於作物的發育氣候模式（phenological model）之開發，以進行不同環境下作物生育期的預測，來取代使用生育日數法預測所造成的誤差，例如玉米[10,18,19]、牧草[32]、麥類[7,9,26]、落花生[24]等。這種以積溫爲基礎的生育度數法（growing degree days, G. D. D.）所預估的作物生育期及生育狀況，準確度相當高[3,40]。近來，溫度時間也用來分析氣象因素及管理對作物葉片生長的影響[6,16,21,25,30,33,44]。溫度對葉片的擴展速率之影響最大，特別是田間生長的葉片，葉面積增加與溫度之間有極密切之關係，因此利用溫度時間分析，可以澄清田間 LAI 隨時間變化的趨勢[35]。

本研究之目的在(1)利用溫度時間以分析本省水芋在不同栽培季節下 LAI 的動態變化，(2)藉由 LAI 生長之動態解析以預估不同種植期達到最大 LAI 值的發生時間，(3)探討造成不同栽培季節下 LAI 增加速率差異的氣候影響因素，(4)建立 LAI 與球莖乾物重之間的數理關係以描述 LAI 對產量的影響程度。

材料及方法

一、試驗材料之培育

本研究以臺灣地區栽培最廣的地方品種檳榔心芋爲試驗材料；田間栽培試驗在臺灣省農業試驗所之田區進行，分別自1993年11月及1995年1月起每隔二個月種植一次，爲期兩年，共計十二個種植期。每一種植期重複四次，行株距70×30公分，每行25株，每重複種植8行共200株。本試驗採水田栽培方式種植，整地方法與種植水稻時相同。自種芋田選取子芋，稱重後取35±10公克之芋苗，逢機種植於試驗田區。種植後田間保持淺水3—5公分，生育期間前七個月田間經常保持淹水狀態，以後則僅維持土壤濕潤狀態。

肥料爲硫酸錏、過磷酸鈣及氯化鉀，氮、磷、鉀三要素每公頃施用量各爲700、200及600公斤。平均分爲七等分於移植時及移植後每隔一個月施用一次。生育期間之雜草控制，在種植後1至3天每公頃施用5%丁基拉草粒劑30公斤，並保持3至5公分淺水3天，種植後一個月再以同量施用一次，爾後則視田間雜草及子芋產生數量適時拔除，以免影響水芋正常生長。病蟲害防治則依實際情況適時防治（參閱農林廳編一植物保護手册），其他管理方法則依一般慣行法行之。

二、性狀調查及葉面積指數之估算

自移植後每隔一個月，自各重複中逢機選取3株生育正常的植株，四個重複共計12株，以葉面積測定儀（Model LI-3000, LI-Cor co., U. S. A.）測量實際各株之葉片面積，然後將葉片、葉柄及球莖分別置於送風乾燥箱中以100°C烘乾二小時，再以80°C烘乾72小時，最後秤量各部位之乾物重，每一種植期取樣調查 9 次。

葉面積指數（LAI）爲單位土地面積之葉面積，即 LAI＝A／P，式中 A 爲全株葉面積（平方公分），P 爲單株所佔土地面積＝2100平方公分。

三、溫度時間之計算

熱單位理論的基本假設是在不考慮日長、光強度、病蟲害、水份、二氧化碳濃度等條件下作物的發育速率會隨著有效氣溫（effective temperature）之升高而直線遞增[9,48]，而完成一個特定發育相所需要的有效溫度則為一個常數，有效溫度的基本定義是以在特定生育期中每日平均溫度減去一定溫度下限—基礎溫度（base temperature，即作物停止生長的溫度）後所得的溫度；將作物特定生育相每日之有效溫度累計的總和，可以作為溫度時間以預測作物生長期。但 Ong and Barker[35]指出，對於葉片生長所需的基礎溫度之選擇至今仍充滿著不確定性，縱然有些宣稱可以經由估算求得，但大多是利用外插法（extrapolation）計算而來，此外插值可能會受到其他未控制因素的影響，這是因為某些作物的葉片形成及擴展對濕度、光週期及缺水等因素相當敏感；雖然如此，在溫度與其他因素同時發生變異的田間，溫度時間仍然是用來分析溫度對葉片生長的最有效且具意義之方法。Petr[38]認為以累計每日大於0°C的平均溫度之總和（temperature sum）作為溫度時間的量度，以預測作物葉片生長，即可獲致良好的預測效果。其並指出，對一年生作物而言，溫度總和通常是從播種或發芽日起累計每日之溫度，而多年生作物（如苜蓿）及冬季作物（如冬小麥）則是從某一固定日期起開始累計，例如 1 月 1 日起、從溫度總和達50°C的前10天起、種植日起等。芋作物為多年生作物，因此本研究從種芋種植日後起開始累計每日平均溫度的總和，以作為溫度時間的量度。

結　果

兩年各六個種植期下的葉面積指數（LAI）隨生育時間的變化，示如圖1。11月、1月、3月及5月四個種植期水芋自移植後第一個月起 LAI 即呈急速的直線增加，然後在各自達一高峰後便開始降低，其中以第一週年栽培的11月種植期的 LAI 高峰值（3.8）最大，1 月種植期 LAI 高峰值為3.3則次之。11月種植期在不同年度之間的變異最大，第二週年的最大 LAI 值為2.2，約是第一週年之 LAI 值的一半；1 月種植期在不同年度之間表現較為穩定，LAI 高峰值都在 3 以上；3 月種植期 LAI 高峰值在年度之間略有差異，但都在2.5以上；5 月種植期在兩年之 LAI 高峰值似乎在數值及時間上都有差異。從11月到 5 月種植期間，最大LAI 至少都在1.0以上。7 月及 9 月兩個種植期在移植後第九個月採收前，其 LAI 隨時間的變化似乎沒有明顯的高峰存在，兩年的趨勢亦相當一致，一直以固定的緩和速率增加，至收穫為止其 LAI值最多也不過在1.5—2.2之間。

由於目前芋作物葉片生長的基礎溫度尚不確定，因此本研究採以 Petr[38]對多年生作物的建議，從水芋種植日後起開始累計日平均氣溫的總和，以作為溫度時間的量度。水芋在不同月份種植期下的 LAI 均為溫度總和的二次指數多項式函數（second-order polynomial exponential function），即 LAI 經自然對數（natural logarithms）轉換後與溫度總和（ST）之間均呈極顯著之二次迴歸關係，如圖 2 所示。由圖中顯現，同一種植期不同年度間的關係相當一致，同時所有種植期的 *ln*LAI 與 ST 所配合的二次迴歸方程式之截距、一次項迴歸係數及二次項迴歸係數估值的正負符號均一致各為負、正、負，表示其圖形變化均很類似，為向下彎曲的二次曲線，唯向下彎曲的弧度在不同種植期之間由陡峭到平緩，正好形成一個循環，其中以 1 月種植期的向下彎度最為明顯，然後是3月種植期，一直到 9 月種植期彎度已變得相當平緩，而到11月種植期則彎度又開始恢復較為陡峭。不同種植期 *ln*LAI 隨 ST 之生長曲線向下彎度的變化由各配合式的二次項迴歸係數估值亦可窺知，該估值之絕對值從 1 月種植期到 9 月種植期有逐漸遞減的趨勢，至11月種植期則又開始變大。

二次迴歸曲線的最大值，可藉由使其一次微分方程式（first differentiation function）為零之求解獲得，即假設二次迴歸函數為 $ln\mathrm{LAI}=f(\mathrm{ST})=a+b_1\mathrm{ST}+b_2\mathrm{ST}^2$，則其一次微分方程式 $f(\mathrm{ST})=b_1+2b_2\mathrm{ST}$，當 $f(\mathrm{ST})=0$時，解得 $\mathrm{ST}=-b_1/2b_2$，表示在溫度總和達到這個值時 lnLAI（即 LAI）為最大值。基此，水芋不同種植期 LAI 達到最大值時所需要的溫度總和估值，列於表 1

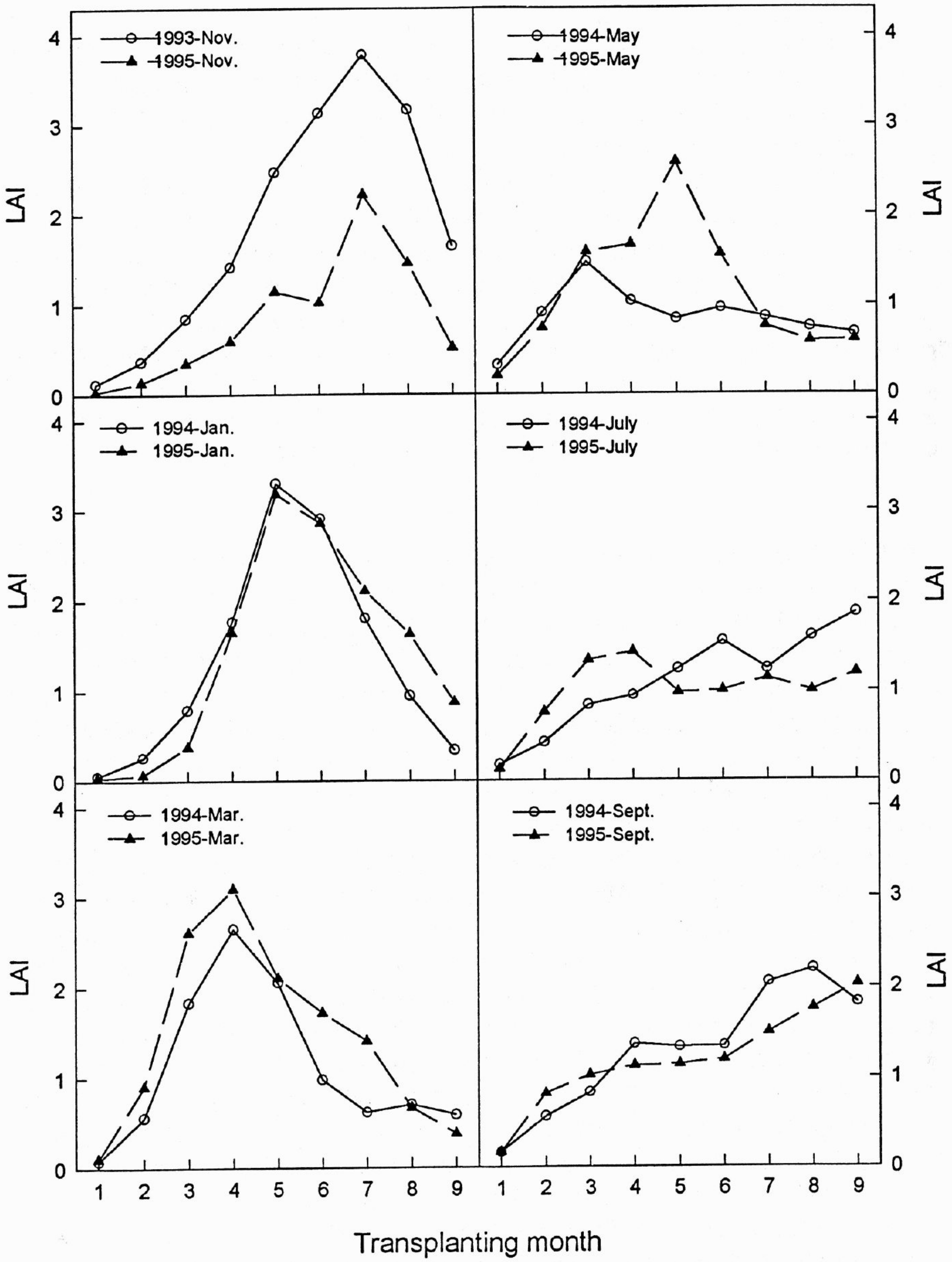

圖 1. 水芋不同種植期下葉面積指數之生長變化

Fig. 1. Changes of leaf area index (LAI) during the growing seasons for wetland taro under different transplanting months.

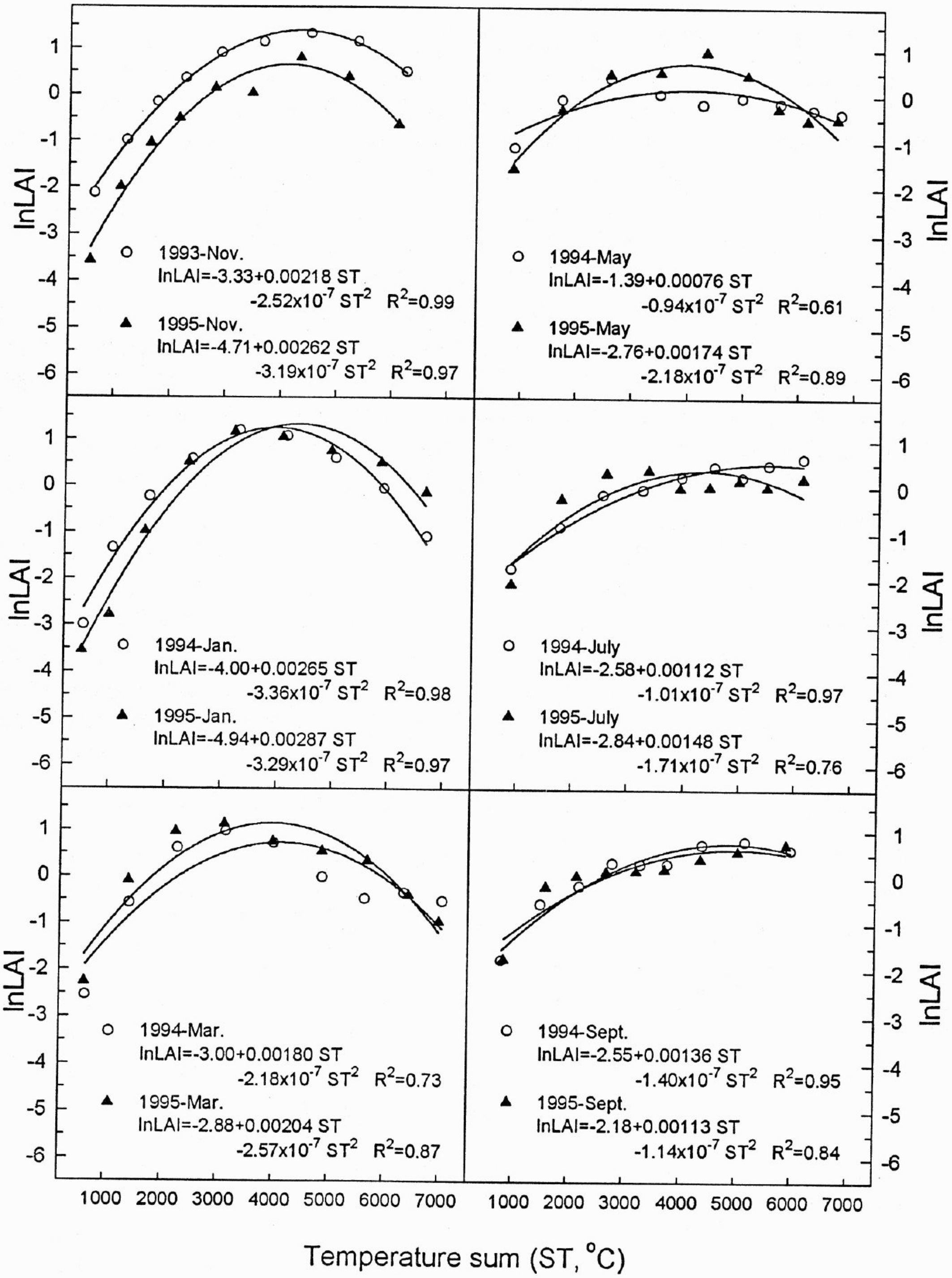

圖 2. 水芋不同種植期下葉面積指數經自然對數轉換後與生育期間溫度總和之間的關係（實線爲迴歸線）

Fig. 2. Relationship between the natural logarithms of leaf area index (lnLAI) and temperature sums (ST) during the growing seasons for wetland taro under different transplanting months. (solid line for regression)

。由表中發現，11月、1月、3月及5月四個種植期的估算結果甚爲相近，LAI達到最大值時所需要的溫度總和範圍在3949—4325°C之間，平均四個種植期爲4108±56°C；而7月及9月兩個種植期之LAI 達到最大值時所需要的溫度總和估算範圍在4313—5530°C之間，平均兩個種植期爲4911±249°C，其中第二週年的7月種植期因模式配合度較差（決定係數 R^2=0.76，如圖2），故有低估的可能。因此除了7月種植期以外，同一種植期不同年度之間的變異均不大，最多以1月種植期的平均值標準誤差（standard error of mean, SE）也不過207°C，年度間的差異以5月種植期爲最小，其所需溫度總和之SE 僅爲25°C而已。平均六個種植期的估算結果，水芋 LAI 達到最大值時所需要的溫度總和爲4051±592°C，即當溫度總和至少約達到4000°C時，任何種植期下水芋的 LAI 應可達到最大。

將表1不同年度各種植期所估得的欲達到最大 LAI 所需之溫度總和的數值代入各自求配的二次指數函數公式（圖1）中，可求出各種植期在不同年度下的最大 LAI 預估值（LAI_x）及達到該值所需的時間（DAP_x，日數），列於表2。由表中發現，11月種植期不同年度都一致在移植後第207天（約6.9個月），即在翌年6月初，其 LAI 可達最大，此時溫度總和爲4212±113°C（表1），但兩年的最大 LAI 值卻相異甚大，預期第一週年之 LAI_x 應可達到4，但第二週年僅有1.9，第一週年約爲第二週年的兩倍之多；1月種植期兩年度所預估的最大 LAI 結果亦十分相近，在溫度總和達4156±207°C時（表1），正好在移植後第183±8天（約6.1個月），差不多在當年7月中旬左右，估計其 LAI_x 可達3.62±0.15；3月種植期在溫度總和達4046±87°C時（表1），即移植後第157±3天（約5.2個月），約在當年8月中旬左右，最大 LAI 估值可達2.61±0.54，年度間的 DAP_x 非常相近但 LAI_x 以第二週年高於第一週年；5月種植期在溫度總和達4016±25°C時（表1），即移植後第144±1天（約4.8個月），約在當年10月初，估計最大 LAI 值可達1.59±0.45，其年度間的變異與3月種植期類似，即 DAP_x 一致但 LAI_x 以第二週年略高於第一週年；7月種植期在溫度總和達4912±608°C時（表1，按第二週年7月種植期的模式配合度較差，故造成 SE 較大），約在移植後第212±34天（約7.1個月），差不多在翌年2—3月間，預估其最大 LAI 值應可達1.53±0.12，LAI_x 在年度之間的變異不大；9月種植期在溫度總和達4901±55°C時（表1），即移植後第237±6天（約7.9個月），約在翌年4月底5月初之間，LAI_x 可達1.97±0.12，兩年預估結果極爲相近。

表 1. 水芋不同種植期下由 lnLAI=a+b_1ST+b_2ST^2 公式估計達到最大 LAI 值所需的溫度總和（°C）

Table 1. Estimation of required temperature sum (°C) up to maximum LAI from the equation lnLAI=a+b_1ST+b_2ST^2 for wetland taro under different transplanting months

Year cycle	Transplanting month					
	Nov.	Jan.	Mar.	May	July	Sept.
1	4325.40	3949.40	4133.03	4040.94	5529.70	4846.43
2	4098.75	4363.22	3959.14	3990.83	4312.87	4956.14
Mean	4212.07	4156.31	4046.09	4015.88	4912.28	4901.28
SE[z]	113.33	206.91	86.94	25.06	608.42	54.86
Combined data from Nov. to May :			Mean	4107.59		
			SE	56.48		
Combined data from July to Sept. :					Mean	4911.28
					SE	249.46
Combined data over all transplanting months(from Nov. to Sept.)					Mean	4051.26
					SE	592.11

[z] SE=standard error of mean

表 2. 水芋不同種植期下由 lnLAI=a+b₁ST+b₂ST² 公式預測最大 LAI 值及其所需的生育日數

Table 2. Prediction of maximum LAI(LAI_x, °C)and required days after transplanting (DAP_x, days) from the equation lnLAI=a+b_1ST+b_2ST^2 for wetland taro under different transplanting months

Year cycle	Nov.		Jan.		Mar.		May		July		Sept.	
	LAI_x	DAP_x	LAI_x	DAP_x	LAI_x	DAP_x	LAI_x	DAP_x	LAI_x	DAP_x	LAI_x	DAP_x
1	4.01	207	3.47	175	2.07	159	1.15	145	1.66	245	2.09	231
2	1.91	207	3.77	191	3.15	154	2.04	143	1.41	178	1.86	242
Mean	2.96	207	3.62	183	2.61	157	1.59	144	1.53	212	1.97	237
SE[z]	1.05	0	0.15	8	0.54	3	0.45	1	0.12	34	0.12	6

(Transplanting month spans Nov.–Sept.)

[z] SE=standard error of mean

綜合上述兩年各六個種植期的估算結果，雖然水芋在不同種植期下可達到之最大 LAI 值未必一致，但其溫度總和至少都必須達到約4000°C時，LAI 才能達到最大值。3 及 5 月種植期約需5個月左右才能達到所需的溫度總和，1 月種植期則所需時間約至少 6 個月，11月種植期則更久 (6.9個月)，7及9月種植期最少要在7個月以上，甚至更久。11、1、3及5月種植期達到最大 LAI 的時間都在夏季秋初，此時正是一年當中氣溫最高且日照最充足的時刻；7及9月種植期達到最大 LAI 的時間約在春季，爲氣溫及日照在渡過寒冬後開始復甦之際。由此可見，水芋不同種植期因生育期間所處氣候上的差異，使溫度總和達到4000°C的所需生育時間並不相同，因此倘若以傳統的生育日數法之物理時間來解析水芋葉面積指數的動態，將因季節變異性而可能造成誤差，反之，利用生育度數法之溫度時間可以獲得較爲明確的結果。

表 3. 水芋不同種植期下由 lnLAI=a+b₁ST+b₂ST² 公式以每隔500°C之時間劃分尺度估計不同溫度總和的 LAI 值

Table 3. Estimation of LAI at different temperature sums when thermal time scale is 500°C from the equation lnLAI=a+b_1ST+b_2ST^2 for wetland taro under different transplanting months

ST (°C)	Nov.[z]		Jan.		Mar.		May		July		Sept.	
	1[y]	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
500	0.10	0.03	0.06	0.03	0.12	0.15	0.36	0.14	0.13	0.12	0.15	0.19
1000	0.25	0.09	0.19	0.09	0.24	0.33	0.48	0.29	0,21	0.22	0.26	0.31
1500	0.54	0.22	0.46	0.25	0.46	0.67	0.63	0.53	0.32	0.37	0.44	0.48
2000	1.03	0.47	0.97	0.60	0.77	1.18	0.78	0.86	0.47	0.57	0.67	0.69
2500	1.73	0.85	1.71	1.20	1.16	1.82	0.92	1.26	0.66	0.81	0.97	0.93
3000	2.57	1.30	2.56	2.04	1.57	2.49	1.04	1.65	0.87	1.05	1.29	1.20
3500	3.37	1.70	3.24	2.95	1.90	2.98	1.12	1.94	1.09	1.26	1.62	1.46
4000	3.90	1.90	3.46	3.61	2.06	3.15	1.15	2.04	1.31	1.39	1.89	1.67
4500	3.98	1.81	3.13	3.74	2.01	2.92	1.13	1.93	1.49	1.41	2.05	1.81
5000	3.57	1.47	2.39	3.30	1.76	2.39	1.06	1.63	1.61	1.30	2.08	1.86

[z] transplanting month
[y] year cycle

進而以每 500°C 爲時間的劃分尺度，將兩年各六個種植期水芋之生育期劃分爲等距的時段，分別由其各自所求配的二次指數函數（圖2）以估計出各時段的 LAI 估值，結果列於表3。由表中顯示，倘溫度總和不足1500°C，所有種植期的 LAI 不可能超過1；當溫度總和大於2000°C時，第一週年11月及第二週年 3 月種植期的 LAI 開始大於1；一旦溫度總和大於3000°C以上，所有種植期的 LAI 均已大於 1；當溫度總和超過4000°C以上，11月、1 月、3 月及 5 月種植期的 LAI 值已開始下降，而 7 月及 9 月的 LAI 雖未下降但增加速率變得緩慢；倘溫度總和高過5000°C，除了 9 月種植期以外，其他月份種植期的 LAI 都處於變化曲線下降狀態中。由於水芋不同種植期之 LAI 在移植後均呈快速直線成長，直到溫度總和達4000°C時其值最大，之後 LAI 便開始變小或增加速率變緩，因此在溫度總和達到4000°C之前各種植期 LAI 隨溫度總和（ST）遞增的速率可以利用直線迴歸分析所估得的迴歸係數表示，迴歸分析結果示如圖 3，所有種植期配合直線迴歸式均相當良好，決定係數 R^2 都在0.92以上。由圖3顯示，六個種植期中以11月種植期之 LAI 增加速率(迴歸係數)在不同年度之間的差異最大，第一週年11月種植期的 LAI 增加速率爲每累計1000°C可增加約1.2的 LAI 值，但第二週年的水芋葉面積在移植後即僅以第一週年的一半速率在成長，因此在溫度總和4000°C時兩年 LAI 的差距高達2.0；3月種植期在不同年度之間亦存有差異，第一週年之 LAI 增加速率約爲第二週年的2／3，兩年之間的差異不如11月種植期，故到溫度總和4000°C時兩年 LAI 差異約爲1.0；5月種植期下不但兩年之 LAI 增加速率略有不同，且兩年所求之迴歸線並相交於1500°C，顯示1500°C之前第一週年 LAI 大於第二週年，但到1500°C之後則反而第二週年 LAI 大於第一週年，隨後第二週年並以稍高的生長速率遞增，到溫度總和4000°C時兩年 LAI 差距約0.9；1月、7月及9月種植期之 LAI 增加速率在不同年度之間的變異甚小，此三個種植期中以 1 月種植期的 LAI 增加速率最大，即溫度總和每累計1,000°C其 LAI 值可增加1.1，其次爲9月種植期，溫度總和每累計1000°C其 LAI 值可增加約 0.5，至於7月種植期則以每累計溫度總和1000°C約增加0.4的 LAI 值之生長速率在變化。按不同種植期 LAI 增加速率有差異，主要決定於水芋在移植後到溫度總和達4000°C之期間的氣候變化，例如於1月份種植後正好是由冬季進入春季，氣溫開始回升，接著經過高溫多日照的夏季，在 7 月中旬 LAI 達到最大值，在這過程中高溫對水芋葉面積的形成及擴展均極有助益，故其 LAI 增加速率最大；反之，水芋於 7 — 9 月種植，整個葉片生長期正好是由夏季邁入秋季，氣溫由高而逐漸變低，並渡過冬季直到翌年春季，氣溫普遍較低且日照較不充足，對水芋葉面積的發育及生長並不適合，因此影響 LAI 的生長速率偏低，同時也造成達到最大 LAI 值的時間延長，倘逢低溫時間愈久，於收穫時或許都未能有明顯之 LAI 最大值出現。至於11月種植期之 LAI 增加速率存在明顯的年度變異性，則與移植後生長初期是否遇到低溫有關，如圖 4 之比較同一月份在兩年的氣候變化差異，雖然第二週年於11月種植後其生長初期(移植後前三個月)的日射量較第一週年高，但第二週年在移植後前兩個月遭遇明顯低溫，以致造成該年水芋葉面積的生長在一開始就受到嚴重影響，故其 LAI 增加速率甚低於第一週年。3 月種植期於生長初期在兩年之間的最高日溫及最低日溫均無明顯差異（圖 4），顯然氣溫並不是影響其 LAI 增加速率差異的主要原因，按本省水芋於 3 月種植後其生長初期恰逢梅雨季節，第一週年的雨量較多造成日射量不足（圖 4），不利於水芋葉片之生長發育，故使得第一週年 LAI 增加速率低於第二週年。5 月種植期在第一週年移植後第一個月的最高日溫及最低日溫均略高於第二週年，但在移植後第二、三個月（7、8月）期間因連續受到滯留鋒面及颱風外圍環流影響，有豪雨發生，以致日射量較歷年氣候值偏低，此或許說明了 5 月種植期第一週年之 LAI 在1500°C（累計約需1.7個月）之前大於第二週年但之後便明顯較小的原因。綜言之，本省臺中地區全年之中，似乎以 1 月冬季種植水芋最爲理想，其 LAI 增加速率最高且年度變異最小；提前於11月秋季種植，倘生長初期未遭受低溫逆境，其 LAI 之表現有可能優於1月種植期；延後至 3 月春季種植則生長初期可能因梅雨導致日

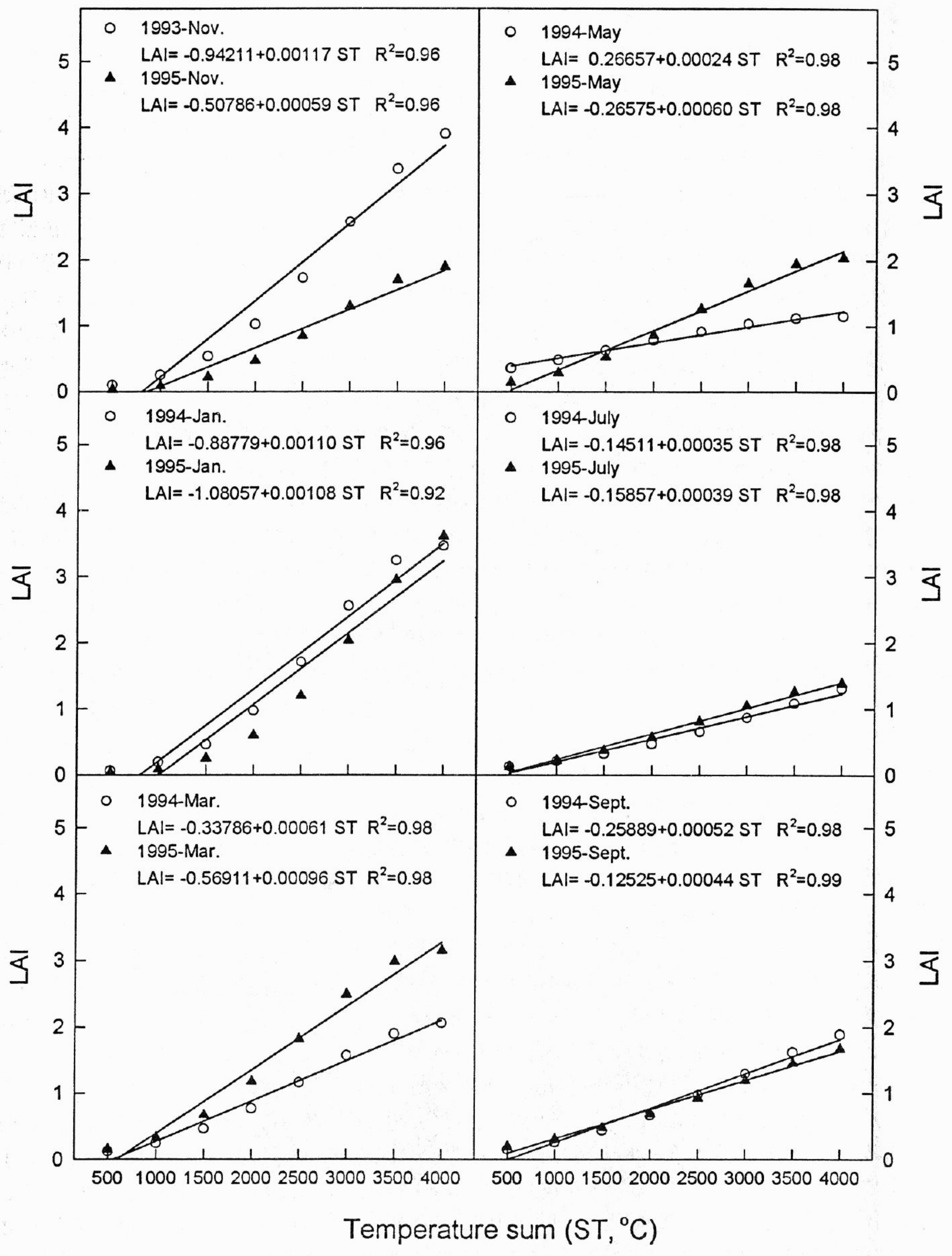

圖 3. 水芋不同種植期下葉面積指數與生育期間溫度總和之間的關係（實線爲迴歸線）

Fig. 3. Relationship between leaf area index (LAI) and temperature sums (ST) during the growing seasons for wetland taro under different transplanting months. (solid line for regression)

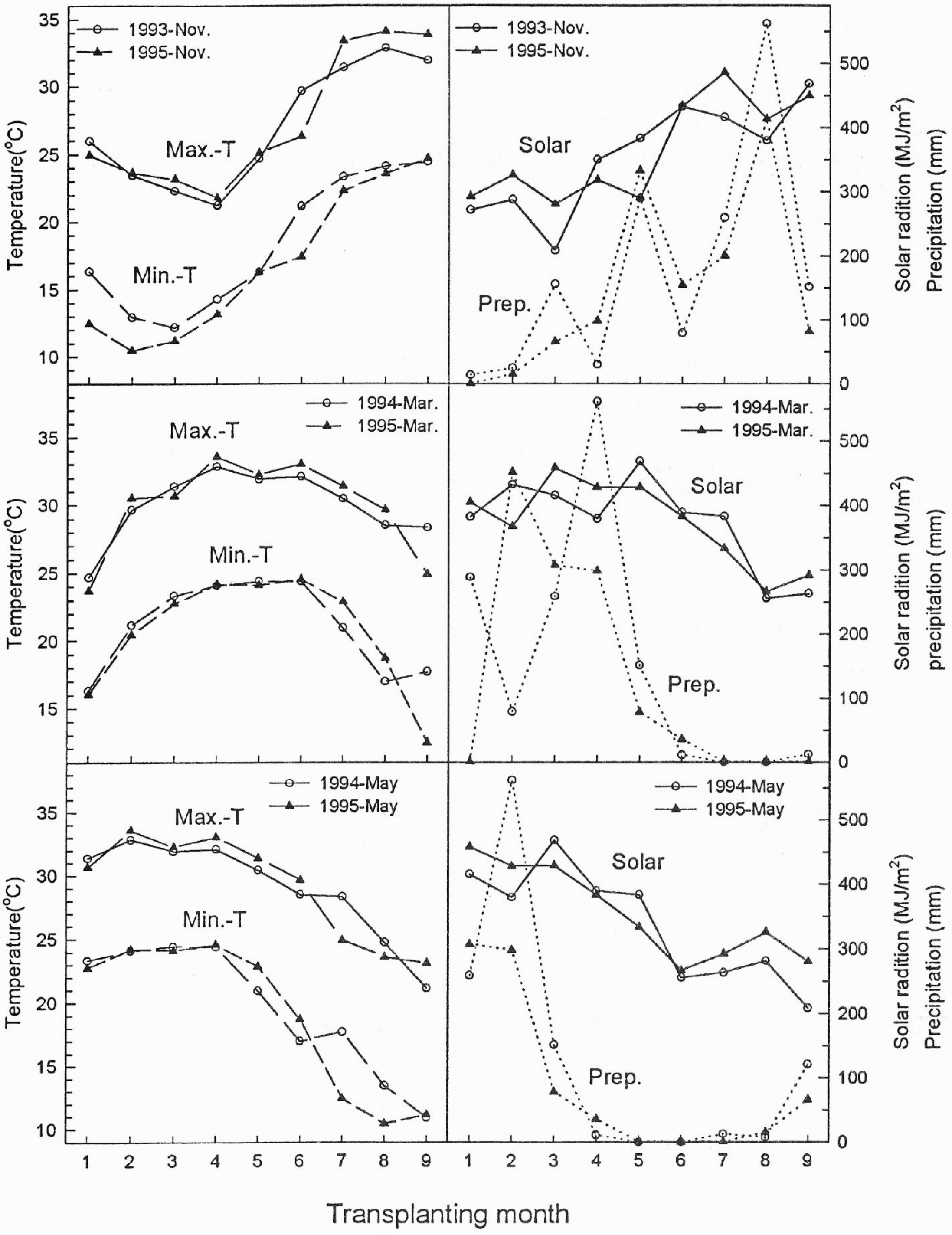

圖 4. 1993至1995年水芋栽培期間在臺灣省農業試驗所的每月日最高溫、最低溫、累積日射量及降雨量之變化

Fig. 4. Changes of maximum daily temperature, minimum daily temperature, monthly solar radiation and monthly precipitation at Taiwan Agricultural Research Institute during the 1993—1995 growing seasons for wetland taro.

射量不足，對 LAI 將多少有影響；於 5 月春末夏初種植可能遭受颱風爲害，使葉面積受損；於7—9月夏季秋初種植因整個生育期的低溫及日射量不足，故不適合水芋 LAI 成長。由此可知，不同種植期下影響水芋葉片生長的主要氣候因素，並不盡相同。

LAI 增加速率及最大值之提高，將影響水芋乾物質生產之增加[4]。因此不同種植期下 LAI相異之表現，對水芋球莖收穫產量所造成的影響，可利用 LAI 或累積 LAI (CLAI) 與球莖乾物重間的關係即可獲知。兩年各六個種植期於移植後第九個月的收穫球莖產量 (CDW_{HV}) 及溫度總和達4000°C時之 CLAI 估值 ($CLAI_{4000}$) ，列於表 4 。CDW_{HV} 隨最大 LAI 值 (LAI_X) ，以及 CDW_{HV}隨 $CLAI_{4000}$ 的直線迴歸關係均極顯著存在，表示 LAI 增加速率及最大值愈大，球莖產量則愈高，其關係式之估計值列於表 5 。由估算式得知，LAI_X 提高1單位時，CDW_{HV} 可增加約68公克；當$CLAI_{4000}$提高1單位時，CDW_{HV} 可增加約24公克。

表 4. 水芋不同種植期下的收穫球莖乾物重(CDW_{HV})及溫度總和達4000°C時之 CLAI 估值($CLAI_{4000}$)

Table 4. Measured corm dry weight at harvest (CDW_{HV}) and estimated cumulative LAI at temperature sum reach 4000°C ($CLAI_{4000}$) for wetland taro under different transplanting months

ST (°C)	Nov.[z]		Jan.		Mar.		May		July		Sept.	
	1[y]	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2
CDW_{HV}(g)	354.25	133.65	283.04	197.36	173.07	330.71	131.57	220.91	194.42	108.22	188.47	129.33
$CLAI_{4000}$	13.48	6.56	12.65	10.78	8.27	12.76	6.47	8.70	5.05	5.77	7.28	6.93

[z] transplanting month
[y] year cycle

表 5. 水芋收穫球莖乾物重(CDW_{HV})隨最大 LAI 值(LAI_X)及溫度總和達4000°C時之 CLAI 估值($CLAI_{4000}$)之直線迴歸分析

Table 5. Linear regression analysis[z] of corm dry weight at harvest (CDW_{HV}) on maximum LAI (LAI_X) and estimated cumulative LAI at temperature sum reach 4000°C ($CLAI_{4000}$) for wetland taro

	Intercept a	Slope b	Coefficient of determination R^2	Coefficient of correlation r
CDW_{HV} vs LAI_X	41.71	68.06	0.655	0.809
	(39.84)[y]	(15.62)		
CDW_{HV} vs $CLAI_{4000}$	−7.66	24.23	0.789	0.888
	(36.34)	(3.96)		

[z] Equation : $Y=a+bX$, Y is CDW_{HV} and X is LAI_x or $CLAI_{4000}$.
[y] Standard error of a and b.

討 論

由上述結果得知，利用從水芋移植日後起所累計的大於0°C之每日平均氣溫的總和，可以預測水芋 LAI 達到最大值所需的溫度時間至少在4000°C以上。在任一瞬間之植株葉面積與群落之葉面積指數均爲淨量 (net quantities) ，即在經由葉片形成、出現及擴展過程所增加的葉面積與因老化減少的面積之間達到的平衡[27,31]，因此，通常植物在某一階段時會因爲葉片生長不再增加但隨後老化加速，以致造成葉面積指數的變化趨勢在達到一高峰值後即快速降低。藉由溫度時間對水芋 LAI 生長之

動態解析，可以預測不同種植期達到最大 LAI 值的發生時間。但是不同種植期之 LAI 增加速率及最大值會因氣候差異影響而表現不一，其中以氣溫最爲重要，其次爲日射量。

葉片生長分析主要在探討(1)單位面積光合作用速率，及(2)總葉面積增加速率如何受環境因素的影響。溫度影響葉片生長大多在於改變葉片表面的擴展速率，而較少改變光合作用速率[46]。由Potter and Jones[39]試驗顯示葉片的相對生長速率隨溫度增高而加速，並與相對葉面積擴展速率呈正相關，但與淨同化速率無關，因此葉片對溫度之反應主要決定在於新形成乾物質分配至葉片表面的量達到多少程度。Forde *et al.* [13]指出葉片光合作用及澱粉累積對溫度較不敏感，但會受到日射量之影響，光線強度對葉片生長的影響主要在於增加光線以加快光合物質之生成，以使植物能更快形成新葉並加速展開[23,45]。葉片表面之擴展受到一些因素影響，如葉片生成及老化的速率、分枝及分蘗、葉片擴展的速率及持續期等[46]。當溫度提高至由20°C或30°C時，葉片之生成變得較快[12,15,45]，在葉片分化初期及未展開期間以溫度及氮素的影響最大[30]，此時細胞分裂最爲活躍[45]。一旦形成，單葉生長在20°C及30°C之間通常也最快[5,37]。然而，葉片生長持續期在溫度低於20—25°C以下隨著溫度降低而延長[5,12]。葉片最後的大小爲葉片擴展速率及持續期之乘積[38]，因此縱然田間葉面積的變化其實混雜著許多因素的綜合，而溫度仍是影響葉面積的最重要因子。穀類作物葉片伸長速率也以溫度較水份潛勢或二氧化碳濃度之影響較大[17,22]，固定溫度下葉片會維持固定的生長速率[16]。水份逆境及氮肥之所以能增加葉面積，純粹在於其能加速葉片擴展速率，而非擴展持續期；溫度仍然是影響葉片擴展持續期的最大因子[20,31]。葉片擴展持續期與溫度之間關係的基礎，迄今尙不清楚，就大豆而言，Auld *et al.*[5]認爲葉片擴展持續期很有可能與競生嫩葉之發育速率有關，此亦強烈受到溫度之影響。

另外，溫度也會造成葉片形態及解剖上的改變，不過其影響程度不如葉片之擴展[35]，溫度降低會使葉片變得較寬而短，且葉柄及中脈長度減少[45]，溫度提高則使葉片變薄而長[14,47]。Charles-Edwards *et al.*[8]也指出低溫會使葉肉細胞變得較大，以致造成葉片厚度及每單位面積葉組織量之增加。Peet *et al.*[37]發現葉片厚度、葉比重（specific leaf weight）及可萃取之酵素活性都會因爲低溫而增加。

本研究探知水芋葉片生長與溫度時間的關係在整個生長期爲二次指數函數，在直線生長相（LAI 達到最大值之前）時葉面積則與溫度時間呈直線關係，因此利用溫度時間可以預估植冠形成的各種過程。珍珠粟[34]之熱帶穀類作物及甜菊[35]之多年生作物在直線生長相的葉片擴展速率與平均溫之間也呈直線相關。例如 Squire *et al.*[43]指出珍珠粟的葉面積指數（LAI）與以10°C爲基礎溫度之溫度時間呈直線關係，從播種到快速擴展開始所需的溫度時間爲300°C，達到 LAI＝5 的溫度時間爲500°C。冬季穀類中有10%的葉片生長與計算0°C以上之溫度時間呈指數關係，而90%則與該溫度時間爲直線關係[16]。溫帶穀類作物同一部位的葉片擴展速率與溫度之間呈直線關係，倘若混合不同葉位資料進行分析時，葉片擴展速率對平均溫爲曲線反應[36,49]或仍爲直線反應[21]。絕大部分作物在直線生長相期間葉片擴展持續期爲溫度之直線函數[12,16]，此意味著當溫度固定時，所有葉片的持續期均相似，因此葉片大小之差異一定是葉片擴展速率不同所引起。在控制環境下生長的向日葵，當溫度固定時葉片擴展持續期及擴展速率都會隨著部位遞升而增加，但提高溫度卻會減少向日葵特定部位的葉面積，這是因爲擴展速率並沒有增加；顯然在生長箱環境中由於光線滲透不好，故造成葉片擴展速率因缺乏同化物質而受到限制，因此溫度時間最好是應用於田間資料分析，倘若是在人工環境中進行，則必須確定溫度效應不會混雜有其他因素[35]。

至於溫度時間之計算，一般是採用有效積溫，即在特定生育期中累計每日平均氣溫減去基礎溫度後所得溫度的總和。有關芋作物之葉片或球莖生長所需的基礎溫度，至今仍然未知。而Ong and Barker[35]指出，即使葉片生長所需的基礎溫度能經由外插法計算而得，其估值之準確度也可能會受到其他未控制因素（如濕度、光週期及缺水等）的影響。對此，本研究採用 Petr[38]的方法，以累計

每日大於0°C的平均氣溫之總和作爲溫度時間，也可有效預測水芋的葉片生長。倘若芋葉片生長的基礎溫度已知，則從本研究所建立之 LAI 與溫度總和之間的二次指數迴歸函數公式亦可推導出以有效積溫爲時間單位的 LAI 動態分析結果。假設芋葉片生長的基礎溫度爲 T_b，從水芋移植日起至某日的有效積溫（ST_e）爲到該日止每日平均氣溫減去基礎溫度之總和，即等於每日大於0°C之溫度總和（ST）減去基礎溫度總和（$\Sigma T_b = ST_b$），即 $ST_e = ST - ST_b$ 故，$ST = ST_e + ST_b$，將此等式代入本研究已建立之 LAI 與溫度總和的關係式 $ln\mathrm{LAI} = f(ST) = a + b_1 ST + b_2 ST^2$ 中，於是該二次函數可以改寫成 $ln\mathrm{LAI} = f(ST_e) = \acute{a} + b'_1 ST_e + b'_2 ST_e^2$，式中 $\acute{a} = a + b_1 ST_b + b_2 ST_b^2$, $b'_1 = b_1 + 2b_2 ST_2$，$b'_2 = b_2$，顯然不論採以溫度總和或有效積溫爲溫度時間，對函數中的二次項迴歸係數並沒有影響，即 LAI 生長曲線向下彎度的變化並不會因爲溫度時間之不同而有差異；根據以有效積溫爲溫度時間所建立的二次函數式 $f(ST_e)$，進而利用其一次微分等於0，解得在 $ST_e = -b'_1/2b'_2 = -(b_1 + 2b_2 ST_b)/2b_2 = -b_1/2b_2 - ST_b$ 時 LAI 可達到最大值，由此可知以有效積溫爲溫度時間所預估出的水芋 LAI 達最大值所需之溫度時間，正好相當於是以溫度總和爲溫度時間所得結果減去一個固定值，該固定值即爲自移植日起到該日的基礎溫度總和（ST_b）。

引用文獻

1. 呂秀英、陳烈夫、呂椿棠、賴吉雄。1995。以 Richards 函數建立水芋之生長模式。中華農學會報 171：22—34。
2. 高景輝、湯文通。1977。植物生長與分化。國立臺灣大學農學院印行。第142—149頁。
3. 許福星。1990。度積溫在作物栽培管理上之應用。科學農業 38：138—141。
4. 陳烈夫、呂秀英、呂椿棠、賴吉雄。1994。水芋葉面積與乾物質生產之關係。中華農業研究 44：59—71。
5. Auld, B. A., M. D. Dennett, and J. Elston. 1978. The effect of temperature changes on the expansion of individual leaves of *Vicia faba* L. Ann. Bot. 42 : 877—888.
6. Baker, C. K. and J. N. Gallagher. 1983. The development of winter wheat in the field. 2. The control of primordium initiation rate by temperature and photoperiod. J. Agric. Sci., Camb. 101 : 337—344.
7. Bauer, A., A. B. Frank, and A. L. Black. 1984. Estimation of spring wheat leaf growth rates and anthesis from air temperature. Agron. J. 76 : 829—835.
8. Charles-Edwards, D. A., J. Charles-Edwards, and F. I. Sant. 1974. Leaf Photosynthetic activity in six temperate grass varieties grown in contrasting light and temperature environments. J. Expl. Bot. 25 : 715—724.
9. Colville, D. C. and K. J. Frey. 1986. Development rate and growth duration of oats in response to delayed sowing. Agron. J. 78 : 417—421.
10. Cross, H. Z. and M. J. Zuber. 1972. Prediction of flowering dates in maize based on different methods of estimating thermal units. Agron. J. 64 : 351—355.
11. Daughtry, C. S. T., J. C. Cochran, and S. E. Hollinger. 1984. Estimating silking and maturity dates of corn for large areas. Agron. J. 76 : 415—420.
12. Dennett, M. D., J. Elston, and J. R. Milford. 1979. The effect of temperature on the growth of individual leaves of *Vicia faba* L. in the field. Ann. Bot. 43 : 197—208.
13. Forde, B. J., H. C. M. Whitehead, and J. A. Rowley. 1975. Effect of light intensity and temperature on photosynthetic rate, leaf starch content and ultrastructure of *Paspalum dilatatum*. Aust. J. Plant Physiol. 2 : 185—195.
14. Friend, D. J. C., V. A. Helson, and J. A. Fisher. 1962. Leaf growth in Marquis wheat as regulated by temperature, light intensity and daylength. Can. J. Bot. 40 : 1299—1311.
15. Fukai, S. and J. H. Silsbury. 1976. Response of subterranean colver communities to temperature. I. Dry

matter production and plant morphogenesis. Aust. J. Plant Physiol. 3 : 527—543.

16. Gallagher, J. N. 1979. Field studies of cereal leaf growth. I. Initiation and expansion in relation to temperature and ontogeny. J. Expl. Bot. 30 : 625—636.

17. Gallagher, J. N. and P. V. Biscoe. 1979. Field studies of cereal leaf growth. III. Barley leaf extension in relation to temperature, irradiance, and water potential. J. Expl. Bot.30 : 645—655.

18. Gilmore, E. C. and J. S. Rogers. 1958. Heat units as a method of measuring maturity in corn. Agron. J. 50 : 611—615.

19. Hawkins, R. C. and P. J. M. Cooper. 1981. Growth, development and grain yield of maize. Expl. Agric. 17 : 203—207.

20. Karamanos, A. J. 1976. An Analysis of the Effect of Water Stress on Leaf Area Growth in *Vicia faba* L. in the Field. Ph. D. thesis, University of Reading.

21. Keatinge, J. D. H., R. H. Stewart, and M. K. Garrett. 1979. The influence of temperature and soil water potential on the leaf extension rate of perennial ryegrass in Northern Ireland. J. Agric. Sci., Camb. 92 : 175—183.

22. Kemp, D. R. and W. M. Blacklow. 1980. Diurnal extension rates of wheat leaves in relation to temperature and carbohydrate concentration of the extension zone. J. Expl. Bot. 31 : 821—828.

23. Ketring, D. L. 1979. Light effects on development of an indeterminate plant. Plant Physiol. 64 : 665—667.

24. Ketring, D. L. and T. G. Wheless. 1989. Thermal time requirements for phenological development of peanut. Agron. J. 81 : 910—917.

25. Kirby, E. J. M., M. Appleyard, and R. J. Fellowes. 1982. Effect of sowing date on the temperature response of leaf emergence and leaf size in barley. Plant, cell and Environ. 5 : 477—484.

26. Klepper, B., R. W. Rickman, J. F. Zuzel, and S. E. Waldman. 1988. Use of growing degree days to project sample dates for cereal crops. Agron. J. 80 : 850—852.

27. Littleton, E. J., M. D. Dennett, J. Elston, and J. L. Monteith. 1979. The growth and development of cowpeas (*Vigna unguiculata*) under tropical field conditions. I. Leaf area. J. Agric. Sci. 93 : 291—307.

28. Manrique, L. A. and D. P. Bartholomew. 1991. Growth and yield performance of potato grown at three elevations in Hawaii: II. Dry matter production and efficiency of partitioning. Crop Sci. 31 : 367—372.

29. Mederski, H. J., M. E. Miller, and C. R. Weaver. 1973. Accumulated heat units for classifying corn hybrid maturity. Agron. J. 65 : 743—747.

30. Milford, G. F. J. and J. Riley. 1980. The effects of temperature on leaf growth of suger beet varieties. Ann. Appl. Biol. 94 : 431—443.

31. Monteith, J. L. and J. Elston. 1983. Performance and productivity of foliage in the field. pp. 499—518. *In* J. E. Dale and F. L. Milthorpe. (ed.) The Growth and Functioning of Leaves. Cambridge, London.

32. Moore, K. J. and L. E. Moser. 1995. Quantifying developmental morphology of perennial grasses. Crop Sci. 35 : 37—43.

33. Ong, C. K. 1983. Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). 1. Vegetative development. J. Expl. Bot. 34 : 322—336.

34. Ong, C. K. 1983. Response to temperature in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). 4. Extension of individual leaves. J. Expl. Bot. 34 : 1731—1739.

35. Ong, C. K. and C. K. Baker. 1985. Temperature and leaf growth. pp. 175—200. *In* N. R. Baker, W. J. Davies, and C. K. Ong. (ed.) Control and Leaf Growth. Cambridge, London.

36. Peacock, J. M. 1975. Temperature and leaf growth in *Lolium Perenne*. II. The site of temperature

perception. J. Appl. Ecol. 12 : 115—123.

37. Peet, M. M., J. L. Ozbun, and D. H. Wallace. 1977. Physiological and anatomical effects of growth temperature on *Phaseolus vulgaris* L. cultivars. J. Expl. Bot. 28 : 57—69.

38. Petr, J. 1991. Weather and Yield. Elsevier, Amsterdam.

39. Potter, J. R. and J. W. Jones. 1977. Leaf area partitioning as an important factor in growth. Plant Physiol. 59 : 10—14.

40. Russelle, M. P., W. W. Wilhelm, R. A. Olson, and J. F. Power. 1984. Growth analysis based on degree days. Crop Sci. 24 : 28—32.

41. Satou, T., M. Kawai, and T. Fukuyama. 1978. Studies on matter production of taro plant (*Colocasia esculenta* Schott). Japan. J. Crop Sci. 47 : 425—430. (Japanese with English summary) .

42. Satou, T., E. Miyauchi, and H. Sugimoto. 1988. Studies on matter production of taro plant (*Colocasia esculenta* Schott). Japan. J. Crop Sci. 57 : 305—310. (Japanese with English summary) .

43. Squire, G. R., B. Marshall, A. C. Terry, and J. L. Monteith. 1984. Response to temperature in a stand of pearl millet. 5. Light interception and dry matter production. J. Expl. Bot. 35 : 599—610.

44. Squire, G. R. and C. K. Ong. 1983. Response to saturation deficit of leaf extension in a stand of pearl millet (*Pennisetum typhoides* S. & H.). 1. Interaction with temperature. J. Expl. Bot. 34 : 846—855.

45. Terry, N. 1968. Developmental physiology of suger beet. 1. The influence of light and temperature on growth. J. Expl. Bot. 19 : 795—811

46. Terry, N., L. J. Waldron, and S. E. Taylor. 1983. Environmental influence and leaf expansion. pp. 179—205. *In* J. E. Dale and F. L. Milthorpe. (ed.) The Growth and Functioning of Leaves. Cambridge, London.

47. Turner, D. W. and E. Lahav. 1983. The growth of banana plants in relation to temperature. Aust. J. Plant Physiol. 10 : 43—53.

48. Wang, J. Y. 1967. Microenvironments and crop production. pp. 70—172. *In* J. Y.Wang. (ed.) Agricutural Meterology. Palo Alto, California.

49. Williams, C. N. and E. R. Biddiscombe. 1965. Extension growth of grass tillers in the field. Aust. J. Agric. Res. 16 : 14—22.

Seasonal Variation in Leaf Area Index Dynamics for Wetland Taro 〔*Colocasia esculenta* (L.) Schott〕[1]

Lit-Fu Chan[2], Chun-Tang Lu[3] and Hsiu-Ying Lu[3]

Summary

Seasonal variation in the dynamics of leaf area index (LAI) for wetland taro was studied by using thermal time analysis. The thermal time was sum of average daily air temperatures above 0°C computed from the date of transplanting. The LAI of taro was the second-order polynomial exponential function of temperature sums. A thermal time of 4000°C was required from transplanting to the maximum value of LAI in all transplanting months. Differences in the rates of increase and maximum values of LAI depended largely on the climatic variation, especially on the air temperature. Solar radiation was the second cause of large variation in leaf growth of taro. When transplanting in January, the rate of increase and maximum value of LAI was largest, and the annual deviation in the dynamics of leaf growth was smallest. Earlier planting to November and delayed planting to March or May, low temperature, plum rains and typhoons might decrease the leaf growth. Temperature and solar radiation were less favorable during the whole growing period of taro leaf when transplanting in July to September. The corm dry weight at harvest (CDW_{HV}) was linear related to maximum value of LAI (LAI_X) and cumulative LAI reached 4 000°C ($CLAI_{4000}$). One unit change in LAI_x resulted in a change of 68g in CDW_{HV}. One unit change in $CLAI_{4000}$ resulted in a change of 24g in CDW_{HV}.

Key words : Taro (*Colocasia esculenta* (L.) Schott), Leaf area index, Dynamics, Thermal time, Temperature sum, Corm yield.

1. Contribution No. 1910 from Taiwan Agricultural Research Institute.
2. Research Assistant, Office of Farm Management, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.
3. Research Assistant and Statistician, Department of Agronomy, TARI, Wufeng, Taichung, Taiwan, ROC.